

ОЛЬГА КАМИЛЬЕВНА НУЖНОВА

аспирант кафедры биологии и химии факультета естественного, физической культуры и безопасности жизнедеятельности, Мурманский государственный гуманитарный университет
nujnovaolga84@mail.ru

ОСОБЕННОСТИ РОСТА БРЮКВЕННИЦЫ *PIERIS NAPI* (LEPIDOPTERA, PIERIDAE) В УСЛОВИЯХ НЕМОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ РОССИИ

Рассматриваются особенности личиночного роста брюквенницы *Pieris napi* (Linnaeus, 1758) в условиях неморальной зоны России. Получены уравнения регрессии, описывающие динамику роста гусениц самцов и самок. Выявлены различия в скорости роста личинок обоих полов. Показано, что масса самцов превышает массу самок на разных стадиях жизненного цикла. В ходе метаморфоза происходит уменьшение массы тела особей.

Ключевые слова: брюквенница, преимагинальные стадии, рост, неморальная зона

Брюквенница (*Pieris napi* Linnaeus, 1758) – полиморфный вид, представлен достаточно сложным комплексом форм, таксономический статус которых окончательно не определен [8]. Ряд авторов, точку зрения которых мы разделяем, рассматривают *P. napi* в широком смысле – как надвид, ареал распространения которого на территории России охватывает европейскую часть, Кавказ, Урал, Сибирь, Дальний Восток [2], [6], [7]. В зависимости от физико-географических условий обитания брюквенница имеет моновольтинный, бивольтинный или поливольтинный жизненный цикл с зимовкой на стадии куколки. Самка откладывает яйца по одному на нижнюю сторону листа или стебель растений из семейств крестоцветные (Brassicaceae Burnett) или резедовые (Resedaceae S. F. Gray); фактическая плодовитость составляет до 450 яиц. Гусеницы появляются через 4–6 дней и развиваются 2–3 недели, в течение которых линяют 4 раза и проходят 5 личиночных стадий. В условиях неморальной зоны жизненный цикл брюквенницы поливольтинный, лёт имаго наблюдается с марта по октябрь, зимовка куколок длится 4–5 месяцев [2], [7], [13].

Современные исследования, посвященные различным аспектам биологии брюквенницы, проводятся по нескольким направлениям. Одно из них связано с изучением особенностей роста гусениц брюквенницы на разных видах кормовых растений, при этом определяется эффективность питания, темпы роста, продолжительность периода линьки и уровень смертности личинок [2], [13], [17]. В последние годы появились многочисленные публикации по адаптивной значимости монандрии и полиандрии самок брюквенницы в различных климатических условиях, влиянию размеров особей обоих полов на репродуктивный успех популяции [9], [10], [15]. Изучается морфологическая изменчивость имаго данного вида, при этом рассматривается ва-

риабельность размеров и формы крыльев, меланиновых элементов крылового рисунка [8]. Несмотря на достаточно большое число работ по вопросам биологии и экологии брюквенницы, обширность ареала вида обуславливает неравномерную изученность отдельных популяций и недостаток данных о ходе роста и развития в различных экологических условиях.

Цель исследования – анализ особенностей роста брюквенницы летней генерации в условиях неморальной зоны России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в полевой сезон 2010 года в неморальной зоне России (Карачаево-Черкесская Республика, с. Курджиново, 43°59' с. ш., 40°56' в. д.) – зоне смешанных и широколиственных лесов с умеренно-теплым климатом. В рассматриваемом районе Карачаево-Черкесии среднегодовая температура воздуха составляет +6,5 °С, осадков выпадает 700–800 мм в год [1], средняя температура июня в 2010 году составила +19,6 °С, июля – +21,4 °С.

Объектом исследования явились особи брюквенницы на разных стадиях жизненного цикла: гусеницы, куколки и имаго. Эксперимент проводился в полевых условиях, особи на всех стадиях развития содержались на разнотравно-злаковом лугу, под кроной дерева при небольшом затенении, на высоте 900 м над уровнем моря. Для проведения исследований были собраны побеги гулявника Лёзеля (*Sisymbrium loeselii* L.) – одного из кормовых растений гусениц брюквенницы. Данный вид является широко распространенным представителем семейства крестоцветные на территории Европейской России и встречается повсеместно на Кавказе [4]. Побеги поместили в прозрачные пластиковые сосуды объемом 0,5 л с отверстиями в крышке для поступления воздуха. В утренние часы 13.06.2010 провели отлов самок брюквенницы (N = 40) и каждую особь

поместили в отдельный сосуд с побегами гулявника. Вечером того же дня бабочек выпустили, а листья с отложенными яйцами собрали. Близкие по габитусу растения гулявника Лёзеля ($N = 40$) с разнотравно-злакового луга пересадили в прозрачные пластиковые контейнеры с почвой объемом 1 л. На каждое растение перенесли яйца, отложенные одной самкой за день.

В первые четверо суток после появления гусениц их не взвешивали и не пересаживали, поскольку при этом можно повредить личинок. На 5-й день каждую гусеницу переместили в индивидуальный прозрачный пластиковый сосуд объемом 0,5 л с отверстиями в крышке для поступления воздуха и с указанием порядкового номера. Сосуды содержали свежие побеги гулявника Лёзеля, основание которых было обернуто во влажную марлю. По мере того как листья высыхали или использовались гусеницами в пищу, растения меняли на свежие, причем корм предлагали в избытке, чтобы исключить возможность влияния недостатка пищи на рост личинок [2]. На 5, 7, 9 и 11-е сутки с начала личиночной стадии в 12 ч. дня гусениц взвешивали на лабораторных весах BM 313 II класса точности.

Сформировавшихся куколок переместили из сосудов в пронумерованные прозрачные пластиковые контейнеры объемом 0,04 л, заполненные мелким гравием. Взвешивание куколок проводили в первые и четвертые сутки после окукливания [13]. Имаго, вышедших из куколок, взвешивали и определяли их пол. Пол гусениц и куколок определяли по имаго благодаря использованию непрерывной маркировки сосудов, в которых выращивались особи на всех стадиях жизненного цикла.

Результаты представлены в виде средних величин и стандартных отклонений ($M \pm S$). Смертность особей на разных стадиях жизненного цикла рассчитывали по формуле:

$$q_x = \frac{d_x}{n_x},$$

где q_x – смертность особей, n_x – число живых особей в момент учета (x), d_x – число особей, погибших в период между двумя последовательными учетами (в интервале от x до $x + 1$) [3].

Статистическую значимость различий массы тела особей брюквенницы сравнивали с помощью t -критерия Стьюдента после проверки данных на нормальность распределения частот [4]. Зависимость массы гусениц от времени их развития аппроксимировали степенным уравнением регрессии, которое оптимально для описания роста личинок бабочек [14]:

$$y = bx^a,$$

где y – масса тела, x – день развития гусеницы, а b и a – коэффициенты. Для оценки статистической значимости полученных уравнений исполь-

зован дисперсионный анализ линейной регрессии. Сравнение аллометрических коэффициентов – показателей степени в уравнениях регрессии для личинок самцов и самок проведено с помощью t -критерия Стьюдента [5].

Для гусениц обоих полов рассчитывали скорость роста по формуле:

$$GR = \frac{m_p}{t},$$

где GR – скорость роста, m_p – масса особи при окукливании (r), t – продолжительность развития личинки от момента выхода из яйца до окукливания (сутки) [15]. Средние скорости роста гусениц самцов и самок сравнивали с использованием t -критерия Стьюдента. Корреляционный анализ между показателями массы тела особей брюквенницы на разных стадиях жизненного цикла проводили с использованием коэффициента линейной корреляции Пирсона. Количество самцов и самок, вылетевших в определенный день наблюдения, сравнивали по χ^2 -критерию [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Эксперимент с момента отлова самок брюквенницы до вылета имаго следующей генерации продолжался в течение месяца с 13.06 по 13.07.2010. В первый день эксперимента самками брюквенницы ($N = 40$) отложено 362 яйца (табл. 1). Каждая особь откладывала от 5 до 12 яиц, в среднем 9 ± 2 яйца. Через 6 дней (19.06.2010) из отложенных яиц появились гусеницы, которые развивались 11 суток, за этот период они 4 раза линяли и прошли 5 стадий. При первом подсчете личинок, на 5-е сутки с момента появления, их количество составило 345. Смертность гусениц с 5-х по 7-е сутки достигла 0,041 и к концу личиночной стадии (на 11-е сутки) сократилась до 0,019.

Таблица 1

Изменение количества особей брюквенницы в ходе жизненного цикла в условиях неморальной зоны в 2010 году

Стадия и возраст, x	n_x	d_x	q_x
Гусеницы (5-й день)	345	14	0,041
Гусеницы (7-й день)	331	11	0,033
Гусеницы (9-й день)	320	9	0,028
Гусеницы (11-й день)	311	6	0,019
Куколки (1-й день)	305	3	0,010
Куколки (4-й день)	302	1	0,003
Имаго (1-й день)	301	0	0

Примечание. n_x – число живых особей в момент учета (x); d_x – число особей, погибших в период между двумя последовательными учетами (в интервале от x до $x + 1$); q_x – смертность особей.

Окукливание гусениц произошло 01.07.2010, всего окуклилось 305 личинок брюквенницы ($q_x = 0,010$), до окончания стадии дожили 302 куколки ($q_x = 0,003$). Стадия куколки у особей обо-

их полов продолжалась 8–12 суток. Вылет имаго происходил ежедневно в течение 5 суток (09.07–13.07.2010) в утренние часы. Появилась 301 бабочка: 156 особей составили самцы, 145 – самки.

Смертность особей была наиболее высокой в начале личиночной стадии, к стадии куколки она значительно уменьшилась. Минимальная смертность выявлена с момента учета куколок на 4-е сутки их развития до стадии имаго (табл. 1). Причинами гибели особей могли быть бактериальные или вирусные заболевания.

Исследование динамики роста гусениц брюквенницы началось на 5-е сутки с момента их появления. В этот день масса личинок самцов и самок составила $0,005 \pm 0,001$ г (табл. 2). На 11-е сутки, к окончанию личиночной стадии, масса гусениц самцов превосходила их массу при первичном взвешивании в 36 раз, самок – в 33 раза. Показатели массы личинок брюквенницы в динамике аппроксимировали при помощи уравнения степенной функции. Полученные уравнения регрессии для гусениц обоих полов статистически значимы (табл. 3). Кривые роста личинок самцов и самок (рис. 1, 2) свидетельствуют о том, что для гусениц брюквенницы в условиях неморальной зоны характерен быстрый рост. Сравнение аллометрических коэффициентов в уравнениях выявило, что коэффициент a больше у личинок самцов, чем у самок, при этом различия степенных коэффициентов статистически значимы ($t = 2,416$; $\alpha = 0,016$). Таким образом, темпы роста самцов выше, чем самок.

Таблица 2

Динамика массы тела самцов ($N = 156$) и самок ($N = 145$) брюквенницы на разных стадиях жизненного цикла в 2010 году

Стадия развития	Пол	Показатель						α
		M	S	$x_{\min}$	$x_{\max}$	CV	t	
Гусеницы (5-е сутки)	самцы	0,005	0,001	0,003	0,007	14,96	1,210	0,227
	самки	0,005	0,001	0,003	0,007	14,14		
Гусеницы (7-е сутки)	самцы	0,026	0,004	0,016	0,035	13,89	16,461	< 0,001
	самки	0,021	0,002	0,013	0,027	11,75		
Гусеницы (9-е сутки)	самцы	0,072	0,008	0,048	0,088	11,56	10,487	< 0,001
	самки	0,063	0,006	0,045	0,075	9,33		
Гусеницы (11-е сутки)	самцы	0,178	0,011	0,149	0,207	6,13	13,520	< 0,001
	самки	0,163	0,009	0,140	0,191	5,29		
Куколки (1-е сутки)	самцы	0,157	0,011	0,128	0,188	6,94	11,689	< 0,001
	самки	0,143	0,009	0,122	0,174	6,23		
Куколки (4-е сутки)	самцы	0,154	0,011	0,125	0,184	7,06	11,823	< 0,001
	самки	0,140	0,009	0,119	0,165	6,26		
Имаго	самцы	0,068	0,006	0,053	0,082	9,21	3,531	< 0,001
	самки	0,066	0,006	0,051	0,080	8,93		

Примечание. M – средняя арифметическая; S – стандартное отклонение; $x_{\min}$ – минимальное значение массы тела, г; $x_{\max}$ – максимальное значение массы тела, г; CV – коэффициент вариации, %; t – значения t-критерия Стьюдента; α – уровень значимости.

Таблица 3

Коэффициенты и оценка значимости регрессионных уравнений зависимости массы гусениц от дня их развития в условиях неморальной зоны в 2010 году

Пол особей	a	b	R ²	F	α
Самцы	4,4868	$3,8376 \cdot 10^{-6}$	0,9899	61129,5	< 0,001
Самки	4,4272	$3,8304 \cdot 10^{-6}$	0,9920	71785,5	< 0,001

Примечание. a и b – коэффициенты в степенном уравнении регрессии; R² – коэффициент детерминации; F – значения критерия Фишера; α – уровень значимости.

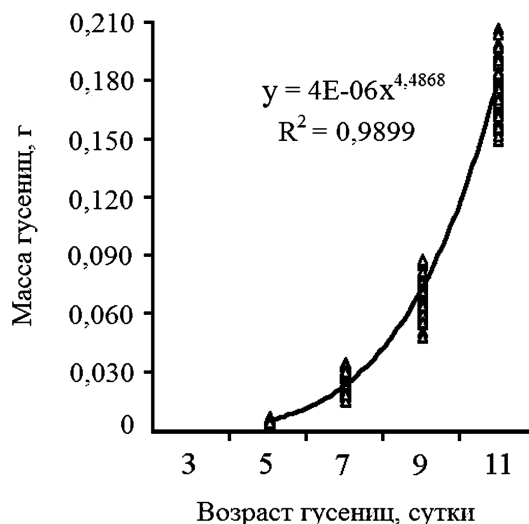


Рис. 1. Динамика массы гусениц самцов брюквенницы в условиях неморальной зоны России в 2010 году

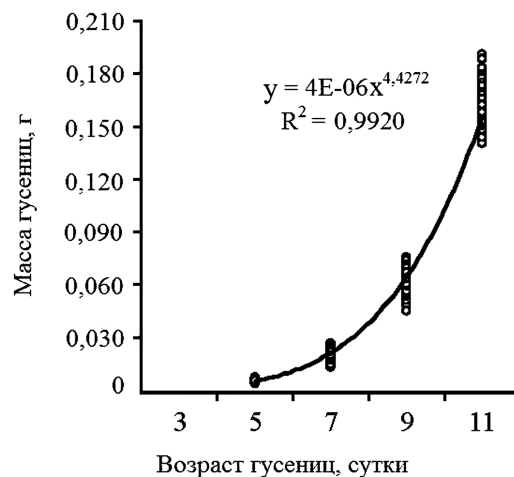


Рис. 2. Динамика массы гусениц самок брюквенницы в условиях неморальной зоны России в 2010 году

Расчет средней скорости роста брюквенницы на личиночной стадии показал, что она достигала $0,014 \pm 0,001$ г в сутки у гусениц самцов и $0,013 \pm 0,001$ г в сутки у гусениц самок, данные различия в скорости роста являются статистически значимыми ($t = 11,689$; $\alpha < 0,001$).

Масса куколок также различалась у особей обоих полов (табл. 2). Куколки самцов брюквенницы весили на 0,014 г больше, чем куколки самок как в первые, так и на четвертые сутки. Эти различия аналогичны значениям, полученным для конечной массы гусениц, согласно которым личинки самцов весили больше самок на 0,015 г (табл. 2).

Вылет имаго наблюдался в течение 5 дней. Наибольшее количество особей появилось в первые 3 суток, при этом 09.07–10.07.2010 преобладал вылет самцов, в последующие 3 дня – вылет самок, статистическая значимость этих различий подтверждена с использованием χ^2 -критерия (рис. 3). Как и на предыдущих стадиях жизненного цикла, у имаго обоих полов выявлены различия массы тела, при этом самцы весили больше самок (табл. 2).

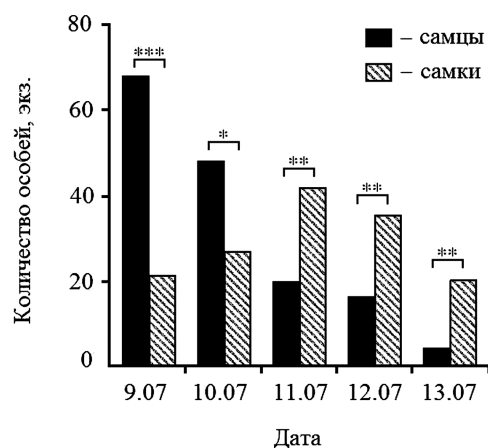


Рис. 3. Динамика появления имаго брюквенницы из куколок в 2010 году: *** – $\alpha < 0,001$; ** – $\alpha < 0,01$; * – $\alpha < 0,05$ (χ^2 -критерий)

При проведении корреляционного анализа выявлена положительная корреляция массы гусениц 5-го возраста и куколок ($r = 0,986$; $\alpha < 0,001$), а также массы куколок и имаго ($r = 0,900$; $\alpha < 0,001$). Полученные данные о взаимосвязи веса особей брюквенницы на разных стадиях жизненного цикла согласуются с результатами исследований Ш. Биссундат и К. Висклунд [10], которые также обнаружили корреляцию между массой куколок и имаго.

Таким образом, в ходе эксперимента выявлено, что в условиях неморальной зоны продолжительность развития гусениц самцов и самок летней генерации брюквенницы не различалась и составила 11 суток; стадия куколки у особей обоих полов длилась от 8 до 12 суток; имаго появлялись ежедневно в течение 5 дней. Согласно литературным данным, в бореальной зоне (окрестности г. Стокгольма, Швеция) различия в продолжительности личиночной стадии у самцов и самок брюквенницы варьировали в зависимости от среднесуточной температуры воздуха и составляли менее 12 ч. (при 20 и 23 °C) или более суток (при 17 °C) [17]. Исследователи полага-

ют, что продолжительность преимагинальных стадий у данного вида в целом и особей каждого пола в частности в значительной степени определяется температурой и фотопериодом. Выявлено, что для летних генераций брюквенницы, развивающихся без диапаузы, характерны незначительные различия в продолжительности личиночной стадии у особей обоих полов, при этом более раннего вылета самцов по сравнению с самками не наблюдается. Напротив, в случае диапаузы у гусениц самок в осенний период развитие менее длительное, чем у гусениц самцов, однако весной на стадии куколки самцы развиваются быстрее и вылетают на 1,5 дня раньше самок [12], [17].

Проведенные исследования позволили установить, что в условиях неморальной зоны средняя скорость роста личинок самцов брюквенницы выше, чем самок, на 8 %. По данным Й. Бергстрёма, в условиях бореальной зоны скорость роста гусениц обоих полов данного вида различалась на 5 % и при этом также была выше у самцов [9]. Ряд исследователей придерживаются мнения, что именно различия в темпах роста личинок разных полов при одинаковой продолжительности их развития объясняют существование полового диморфизма размеров тела у брюквенницы, а также репницы *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758) и желтушки луговой *Colias hyale* (Linnaeus, 1758) [11], [12], [16], [17]. Нами выявлено, что в неморальной зоне самцы брюквенницы имеют большую массу тела на стадиях гусеницы, куколки и имаго, чем самки. Рядом авторов получены аналогичные результаты для данного вида на стадии куколки в арктической и бореальной зонах (Финляндия, Швеция) и имаго в бореальной зоне (Швеция) [9], [16], [17]. Брюквенница – один из относительно немногих видов, у которого самцы, как правило, крупнее самок. Исследователи считают, что это явление обусловлено полиандрией самок, и объясняют его исходя из теории конкуренции спермы, указывая на связь репродуктивного успеха с размерами самцов брюквенницы [8], [9], [17]. Предполагается, что отбор благоприятствует появлению у данного вида более крупных самцов, поскольку это связано с целым рядом их преимуществ. Так, более крупные самцы при спаривании передают самке больше спермы и питательных веществ, которые используются для развития оплодотворенных яиц, повышают плодовитость и продолжительность жизни самок, увеличивают временной интервал перед повторным спариванием самок и уменьшают количество их спариваний в течение жизни [10], [16].

Исследования динамики массы тела особей на разных стадиях жизненного цикла выявили ее уменьшение в ходе развития «гусеница – куколка – имаго». Потери от конечной массы гусениц составили у куколок 12 % для особей обоих полов, у имаго – 62 % для самцов и 59 % для самок. На стадии имаго самцы весили на 56 %, самки – на 54 % меньше, чем куколки. Потери

массы тела у особей обоих полов бряквенницы на разных стадиях жизненного цикла различались не более чем на 3 %. У чешуекрылых потери массы тела в процессе метаморфоза неодинаковы и достигают, например, 46 % при окукливании личинок бражника каролинского *Manduca sexta* (Linnaeus, 1763) [11]. Вес тела чешуекрылых при метаморфозе уменьшается, поскольку процессы дифференцировки в ходе формирования новых органов и их систем требуют больших энергетических затрат.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования, проведенные в условиях неморальной зоны России, показали, что длитель-

ность стадий развития самцов и самок летней генерации бряквенницы не различается. Наиболее высокая смертность отмечена у гусениц, уменьшается к стадии куколки и снижается до минимальных значений к моменту вылета имаго. Самцы бряквенницы имеют более высокую скорость личиночного роста и большую массу тела на всех изученных стадиях жизненного цикла, чем самки. При метаморфозе происходят потери массы тела, различающиеся у особей обоих полов не более чем на 3 %. Масса и размеры тела – важные факторы репродуктивного успеха самцов из различных популяций бряквенницы, позволяющие оплодотворить большее число яиц у большего количества самок [10].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Ставропольскому краю. Ставрополь, 1958. 234 с.
2. Богачева И. А. Факторы, ограничивающие распространение насекомых-филлофагов на Север: случай с бряквенницей и капустницей // Экология. 1997. № 4. С. 293–296.
3. Гиляров А. М. Популяционная экология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
4. Дорофеев В. И. Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Российского Кавказа // Turczaninowia. 2003. Т. 6. № 3. С. 5–137.
5. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.
6. Львовский А. Л., Моргун Д. В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 443 с.
7. Некрутенко Ю. П. Дневные бабочки Кавказа: Определитель. Семейства Papilionidae, Pieridae, Satyridae, Danaidae. Киев: Наукова думка, 1990. 216 с.
8. Шкурихин А. О., Ослина Т. С., Захарова Е. Ю. Анализ изменчивости размеров и формы крыльев *Pieris napi* L. и *P. rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Среднем и Южном Урале // Экология: от Арктики до Антарктиды: Материалы конф. молодых ученых, 16–20 апреля 2007 г. Екатеринбург: Академкнига, 2007. С. 368–372.
9. Bergström J. The evolution of mating rates in *Pieris napi*. Stockholm: Jannes Snabbtryck Kuvertproffset HB, 2004. 36 p.
10. Bissoondath C. J., Wiklund C. Effect of male body size on sperm precedence in the polyandrous butterfly *Pieris napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) // Behavioral Ecology. 1997. Vol. 8. № 5. P. 518–523.
11. Davidowitz G., Nijhout H. F. The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size // Integrative and Comparative Biology. 2004. Vol. 44. № 6. P. 443–449.
12. Nylin S., Gotthard K. Plasticity in life-history traits // Annual Review of Entomology. 1998. Vol. 43. № 1. P. 63–83.
13. Ohata M., Furumoto A., Ohsaki N. Local adaptations of larvae of the butterfly *Pieris napi* to physical and physiological traits of two *Arabis* plants (Cruciferae) // Ecological Research. 2010. Vol. 25. № 1. P. 33–39.
14. Tammaru T., Esperk T. Growth allometry of immature insects: larvae do not grow exponentially // Functional Ecology. 2007. Vol. 21. № 6. P. 1099–1105.
15. Välimäki P. Reproductive tactics in butterflies – the adaptive significance of monandry versus polyandry in *Pieris napi*. Oulu: Oulun yliopisto, 2007. 66 p.
16. Wiklund C., Forsberg J. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: A comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // Oikos. 1991. Vol. 60. № 3. P. 373–381.
17. Wiklund C., Nylin S., Forsberg J. Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly (*Pieris napi* L.) // Oikos. 1991. Vol. 60. № 2. P. 241–250.